

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik

Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vergl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

XXIV. Bd. 1. u. 15. August 1904. № 15 u. 16.

Inhalt: Klebs, Über Probleme der Entwicklung (Fortsetzung). — Bretscher, Die xerophilen Enchytraeiden der Schweiz. — Schaposechnikow, Eine neue Erklärung der roten Färbung im Hinterflügel bei *Catocala* Schr. — Handlirsch, Zur Kenntnis der Stridulationsorgane bei den Rhynehoten. Ein morphologisch-biologischer Beitrag. — Rubner, Die Gesetze des Energieverbrauches bei der Ernährung. — Portig, Das Weltgesetz des kleinsten Kraftaufwandes in den Reichen der Natur.

Über Probleme der Entwicklung¹⁾.

Von Georg Klebs.

III.

(Fortsetzung.)

10. Steigerung des Nährsalzgehaltes im Außenmedium.

Bei *Vaucheria repens* beobachtete ich, dass in Kulturen von 0,6‰ Knopplösung, die nicht weit entfernt von dem für den Prozess maßgebenden Maximum der Konzentration war, in der ersten Zeit kräftiges Wachstum erfolgte, dann aber ohne merkbare Änderungen von Licht und Temperatur Zoosporenbildung eintrat (1896 S. 51). Viel auffallender zeigt sich dies Verhalten bei *Vaucheria clavata*, die überhaupt in den Nährsalzlösungen ein beschränktes Wachstum besitzt, vielleicht im Zusammenhang mit der sauren Reaktion der Knopplösung, da nach Benecke (1898 S. 87) die nahverwandte *V. fluviatilis* besser in schwach alkalischer Nährsalzlösung wächst¹⁾.

1) Bei *Vaucheria repens* habe ich (1896 S. 68) den Einfluss der alkalischen und sauren Reaktion des Außenmediums auf die Zoosporenbildung untersucht. Der Prozess kann sowohl bei saurer wie alkalischer Reaktion vor sich gehen. In gewöhnlicher Wasserkultur macht die Alge das Wasser im Licht durch die Photosynthese alkalisch, im Dunkeln neutral oder schwach sauer. Ob unter Umständen

Keimlinge, die aus Wasser in 0,2^o/_o versetzt werden, wachsen anfangs, bilden dann Zoosporen. Ältere Fäden, die im Wasser nur wachsen, bilden Zoosporen nach 8 Tagen, wenn man sie in Nährlösung von 1^o/_o überführt (1896 S. 59). Dieser Einfluss einer Steigerung der Konzentration des Außenmediums hängt zugleich von der Mitwirkung des Lichtes ab. Da der Prozess nicht beim Wechsel des Mediums, sondern erst nach einiger Zeit des Aufenthaltes eintritt, so muss die ihn erregende Veränderung allmählich entstehen.

Diese Tatsachen sind von besonderem Interesse im Hinblick auf die vorhin gemachten Angaben, nach denen eine Verminderung der Konzentration Zoosporenbildung veranlasst, sogar bei der gleichen Spezies *Vaucheria repens*. Verminderung wie Erhöhung der Konzentration führen zu dem gleichen Ziel, aber unter verschiedener Einwirkung anderer Faktoren. Denn im ersten Falle wirkt das Licht dem Prozess eher entgegen, im letzteren Falle ist es notwendig. Außerdem wirkt bei *V. repens* die Konzentrationserhöhung doch nur nahe der Grenze. Bei *V. clavata* wirkt der Übergang aus konzentrierteren in verdünntere Lösungen überhaupt nicht in dem Grade, wie die Steigerung der Konzentration (1896 S. 61). Die Frage, ob doch in diesem Falle eine gleiche innere Veränderung den Prozess erregt, z. B. eine relative Konzentrationsverminderung der Salze (s. S. 459) lässt sich bisher nicht sicher entscheiden.

Ein etwas abweichendes Verhalten bietet *Oedogonium capillare* dar, dessen Fäden im Wasser und im Dunkeln viele Zoosporen bilden, aber nur vereinzelte bei Anwendung verdünnter Nährsalzlösungen. Ebenso wenig erfolgreich ist auch der Übergang aus Nährlösung in reines Wasser. Nimmt man dagegen Fäden, die sich durch eine starke Anhäufung von Reservestoffen wie Stärke auszeichnen und nicht mehr wachsen und bringt sie in Nährlösungen (0,1^o/_o) bei Mitwirkung des Lichtes, so erfolgt lebhafteste Zoosporenbildung.

Die Salze bedingen im Licht eine Auflösung der Reservestoffe; dabei könnte, wie ich es sicher im gleichen Falle für *Hydrodictyon* nachgewiesen habe (1890 S. 365), die Konzentration des Zellsaftes sinken und hier bei *Oedogonium* den Prozess veranlassen. Aber auch hier werden wir andererseits Begünstigung der Zoosporenbildung durch höher konzentrierte Lösungen kennen lernen.

11. Steigerung der organischen Nährstoffe im Außenmedium.

Die fördernde Wirkung von Rohrzuckerlösungen wurde be-

ein Wechsel der Reaktion bezw. eine Steigerung oder Minderung der alkalischen oder sauren Reaktion die Zoosporenbildung bei *Vaucheria* oder anderen Algen herbeiführen könnte, wäre genauer zu untersuchen.

reits für *Vaucheria* angegeben (s. S. 465). In viel stärkerem Grade erregen Rohrzuckerlösungen die Bildung der geschlechtlichen Schwärmer der Gameten bei *Hydrodictyon*, so dass selbst Netze mit einer Neigung zur Zoosporenbildung dazu veranlasst werden. Die Konzentration übt einen geringen Einfluss aus; eine Lösung von 1%, bisweilen sogar von 0,5% wirkt bereits erregend. Andererseits treten Gameten noch in 16% Zucker auf. Selbst nach 3—4 wöchentlicher Verdunkelung der Zellen bildeten diese, in Zuckerlösung übergeführt, Gameten.

Die merkwürdigste Tatsache (1890 S. 380) dieser Art lieferten Kulturen in 2% Glycerin; nach 10 monatlichem Aufenthalt im Dunkeln, wobei die Zellen in den ersten 3 Monaten in verdünnter Zitronensäure (0,03%), die übrige Zeit in 2% Glycerin sich befanden, bemerkte ich in den Zellen Gametenbildung. Hier war der ganze Lebensprozess, wie speziell die Fortpflanzung der grünen Alge, ganz auf Kosten des Glycerins geschehen. Ebenso erregen Maltose und Duleit den Prozess aber vorzugsweise im Dunkeln, da diese Substanzen im Licht mehr die Zoosporenbildung bewirken (1896 S. 163).

Auf die chemische Wirkung organischer Substanzen kommt es auch bei *Conferve minor* (1896 S. 351) an, die im Wasser im Dunkeln nur in den ersten Tagen Zoosporen bildet und dann damit aufhört. Solche Fäden werden aber zur intensivsten Fortpflanzung gebracht, wenn sie in Lösungen organischer Substanzen übergeführt werden. Am stärksten erregend wirken Inulin, Amygdalin, Aesculin, Salicin, Maltose, Raffinose, Sorbit, alles Körper, welche zuckerartig sind oder Zucker liefern. Selbst so verdünnte Lösungen, wie die von Aesculin (gesättigt ca. 0,1%) oder Salicin (0,1) oder Inulin (kalt gesättigt) wirken intensiv und lehren, dass die Erhöhung des osmotischen Druckes nicht in Betracht kommt; anorganische Nährlösungen haben auch niemals den gleichen Erfolg. Eine Reihe anderer Substanzen, wie Rohrzucker, Traubenzucker erregen den Prozess nur beim Übergang aus Licht in Dunkelheit, nicht bei Fäden, die bereits einige Zeit im Dunkeln gelebt haben. Nachweisbar treten diese Zuckerarten in die Zellen ein und erhöhen wohl zu schnell die Konzentration, so dass der Prozess bald gehemmt ist. Daraus erklärt sich vielleicht auch die Tatsache, dass die Substanzen wie Inulin etc. nur wirksam sind, so lange das Licht fern gehalten wird.

In anderen Fällen wirkt die Lösung organischer Stoffe besonders von Rohrzucker mehr durch Steigerung des osmotischen Druckes, aber zugleich auch durch andere Eigenschaften, da ihre Wirkung nicht durch Salze ersetzt werden kann. Die Zoosporenbildung von *Oedogonium capillare* erfolgt im Wasser nach Verdunkelung. Der Vorgang wird in hohem Grade gesteigert durch

Zuckerlösung, und um so stärker, je konzentrierter sie ist, bis zu einer gewissen Grenze. Das Optimum der Wirkung liegt bei 10⁰/₀; selbst noch in 20⁰/₀ treten Zoosporen auf, während bei noch höherer Konzentration wie 24⁰/₀ völlige Hemmung erfolgt¹⁾. Helles Licht wirkt der Zuckerlösung entgegen. Nährsalz- oder Salpeterlösungen verhindern den Prozess sehr bald im Dunkeln. Die Grenze für Salpeter liegt bereits bei 0,3⁰/₀. Die chemischen Eigenschaften dieser Salze wirken sehr viel stärker hemmend ein als die physikalischen fördernd. Es ist nicht sicher anzugeben, ob die Verminderung des Wassergehaltes der einzige Grund für die Wirkung der konzentrierten Zuckerlösung ist oder ob andere unbekanntere Einflüsse mitspielen.

12. Steigerung der Feuchtigkeit beim Übergang aus Luft in Wasser oder aus relativ trockener in feuchtere Luft.

Bei *Sporodinia* (s. S. 463) wird ein gut ernährtes Mycelium veranlasst, an Stelle von Sporangien Zygoten zu bilden, wenn man es aus mäßig feuchter in ganz feuchte Luft bringt. Bei einer Anzahl Algen bewirkt der Übergang aus Luft in Wasser Zoosporenbildung, so bei *Vaucheria repens*, *Protosiphon botryoides*, *Hormidium*, *Bumilleria*-Arten, *Botrydium granulatum*.

Zunächst wird man daran denken, dass eine Vermehrung des Wassergehaltes bezg. eine Verminderung der Konzentration bei solchen Algen erregend wirkt, indem einfach Wasser eintritt oder auch Substanzen aus der Zelle heraustreten. Aber auch hier liegt die Sache nicht so einfach. Denn Zellen von *Protosiphon*, die auf feuchtem Lehm erzogen sind, erzeugen Schwärmer (Gameten) sogar nach Überführung in 1⁰/₀ Nährsalzlösung, also bei sehr hohem Außendruck (1896 S. 200); man vergleiche die analoge Erscheinung bei *Hydrodictyon* (s. S. 458). Möglicherweise könnte auch eine Verminderung des Sauerstoffgehaltes mitwirken wie bei den Algen des fließenden Wassers (s. S. 460). Charakteristisch ist für die äußere Veränderung, dass der Wechsel die Veranlassung gibt und wesentlich nur in der ersten Zeit wirkt. Bei *Vaucheria repens* gelang es mir, die Zoosporenbildung auszuschließen, indem ich die Fäden ganz allmählich in das Wasser hineinwachsen ließ (1896 S. 15).

13. Steigerung des Sauerstoffgehaltes.

Bei obligat aeroben Bakterien erfolgt die Sporenbildung nur nach Zutritt von Sauerstoff (Schreiber 1896) ebenso wie die Sporenbildung der Hefe nach Hansen, von *Mucor racemosus* nach meinen Beobachtungen. Von einem Minimum ab steigert erhöhter

1) In meinem Werk (1896 S. 289) habe ich einen Fehler gemacht, den ich hier berichtigen möchte. Ich habe den Einfluss der Zuckerlösung in einer Herabsetzung des osmotischen Druckes gesucht; sie vermindert aber nur die Turgescenz durch Verminderung des Wassergehaltes, mit dem eine Erhöhung des Zellsaftdruckes verbunden sein muss.

Sauerstoffgehalt den Prozess bis zu einem nicht näher bestimmten Optimum. Bei fakultativ anaeroben Bakterien z. B. *Bacillus lactis* Nr. I Flügge kann nach Matzuschita (1902) die Sporenbildung in einer Atmosphäre von Wasserstoff eintreten, aber viel langsamer als in der Luft.

Bei den obligat anaeroben Bakterien dagegen bewirkt Sauerstoffzutritt nach Matzuschita sofort Sporenbildung, auch in einer Nährflüssigkeit, die unter Wasserstoff noch lebhaftes Wachstum gestattet. In der gleichen Nährflüssigkeit erfolgt bei *Clostridium butyricum* die Sporenbildung unter Wasserstoff nach 4 Tagen, bei Luftzutritt nach 1 Tage. Für *Bacillus botulinus* ist der Unterschied noch viel größer, unter Wasserstoff nach 20 Tagen, bei Luftzutritt nach 2—3 Tagen. Am schnellsten wirkt normaler Luftdruck; ein solcher von 167 mm nur sehr langsam. Der plötzliche Zutritt des Sauerstoffs verhindert möglicherweise die Nahrungsaufnahme, so dass das Wachstum sofort zum Stillstand gebracht wird und die noch in der Zelle vorhandenen Nährstoffe für die Sporenbildung verwendet werden.

14. Steigerung der Temperatur.

Wenn man absieht von der allgemeinen Abhängigkeit jedes Lebensprozesses, also auch jeder Fortpflanzung, von der Temperatur und nur nach ihrem direkt sie veranlassenden Einfluss fragt, so kenne ich eigentlich nur ein charakteristisches Beispiel, die Alge *Oodogonium diplandrum* (syn. pluviale). Die Temperaturgrenze für die Zoosporenbildung liegt zwischen $0,5^{\circ}$ und 35° . Kultiviert man die Alge in einer niederen Temperatur unter 10° , so bewirkt eine Erhöhung um 5° lebhaftere Zoosporenbildung. Der Übergang aus einer Temperatur über 10° in höhere, z. B. von 15° auf 26° veranlasst nicht den Prozess, ebensowenig der Übergang aus höherer in niedere Temperatur (1896 S. 267).

Aus dieser Übersicht erkennt man, dass die mannigfaltigsten Änderungen der Außenwelt die Fortpflanzungsprozesse niederer Pflanzen hervorrufen können. Dabei ist gar nicht anzunehmen, dass die Zahl wirksamer Faktoren auch nur einigermaßen erschöpft wäre. Es gibt gewiss noch mancherlei Veränderungen, die je nach der Spezies, je nach den begleitenden Umständen wirksam sind. Die bei den Krümmungsbewegungen bekannten äußeren Reize wie mechanische Berührung, Gravitation, galvanischer Strom sind bisher nicht als Erreger von solchen Entwicklungsvorgängen nachgewiesen worden. Meine eigenen mehr gelegentlichen Versuche sind in dieser Hinsicht negativ verlaufen. Lageveränderungen hatten weder auf die Zoosporen- noch Oosporenbildung von *Vaucheria* Einfluss. Auch die beständige Rotation am Klinostaten, eine beständige

mechanische Erschütterung an einem Zentrifugalapparat (1892 S. 67) hatten keinen merkbaren Erfolg. Ebensowenig gelang es mir mit Hilfe eines schwachen galvanischen Stromes, die Vorgänge bei *Vaucheria* zu beeinflussen, und auch Änderungen der alkalischen oder sauren Reaktion hatten bei *Vaucheria repens* keinen merkbaren Erfolg.

Aber eingehende Studien könnten bei diesem oder jenem Organismus zum Ziele führen. Auf der anderen Seite sind die Forschungen äußerst lückenhaft, weil nur ein sehr kleiner Teil der bekannten Algen und Pilze untersucht ist. Viele Algen, vor allem die Mehrzahl der Meeresformen, ferner parasitische Pilze mit ihren so mannigfaltigen Fruchtformen, wie die Uredineen, sind in bezug auf ihre äußeren Entwicklungsbedingungen völlig unbekannt, weil es noch nicht möglich war, sie in größerem Maßstab zu kultivieren. Gerade bei Algen ist die Untersuchung mit vielen Schwierigkeiten verknüpft, weil ihre Kultur nicht leicht ist und weil sehr kleine Änderungen der Außenwelt die Entwicklung bedingen, wie z. B. bei der in fließendem Wasser lebenden *Ulothrix zonata*.

Halten wir uns an die zur Zeit gewonnenen Tatsachen, so sehen wir oft deutliche Unterschiede zwischen den Algen einerseits, den nicht grünen Pilzen, Bakterien, Myxomyceten andererseits. Solche Unterschiede, die auf der verschiedenen Ernährungsweise beruhen, steigern sich noch, wenn man die im Wasser lebenden Algen mit den landbewohnenden Pilzen vergleicht. Die größte Mannigfaltigkeit zeigt sich bei der Zoosporenbildung der Algen; spezifische Unterschiede auch bei Arten der gleichen Gattung z. B. von *Oedogonium* treten oft scharf hervor. Gewisse gemeinsame Züge prägen sich bei Algen aus, die an ähnlichen Standorten wachsen. So werden die Bewohner fließender Gewässer durch den Übergang in ruhig stehendes Wasser, die Bewohner des feuchten Erdbodens oder der Rinde durch den Übergang in Wasser zur Zoosporenbildung gebracht. Gegenüber der ungeschlechtlichen Fortpflanzung zeichnet sich die geschlechtliche bei den Algen durch eine im wesentlichen übereinstimmende Abhängigkeit von bestimmten Faktoren aus; auch die Fruchtbildung der höheren Pilze zeigt in dieser Beziehung gemeinsame Züge.

Wenn man jetzt versuchen will, in der zunächst verwirrenden Mannigfaltigkeit der einzelnen Erscheinungen etwas Einheitliches zu erkennen, so wird man sich an eine sehr wesentliche Tatsache halten, die aus allen Erfahrungen hervorgeht. Es sind immer die gleichen äußeren Bedingungen, welche sowohl für das vegetative Wachstum als auch für die verschiedenen Fortpflanzungsformen des gleichen Organismus wirksam sind. Spezifisch tätige Faktoren gibt es weder für die einen, noch für die anderen Gestaltungsprozesse. Da gemäß den Erfahrungen die einzelnen Entwicklungsvorgänge

ein verschiedenes Verhältnis zu den äußeren Bedingungen haben, so kann diese Verschiedenheit nur auf quantitative Unterschiede der gleichen Bedingungen zurückgeführt werden. Die in diesem Abschnitt gegebene Übersicht der bei den Algen und Pilzen wirkenden Faktoren liefert unmittelbar das Beweismaterial.

Nach meiner Auffassung liegt demgemäß der entscheidende Grund für das Auftreten von Fortpflanzungsorganen, an Stelle des vorhergehenden Wachstums, in quantitativen Veränderungen der für alle Gestaltungsprozesse wichtigen, allgemeinen äußeren Bedingungen. Diese Änderungen entsprechen ihrer Bedeutung nach den „formativen Reizen“. Wenn ich auch hie und da die Frage berührt habe, welche inneren Vorgänge in den Zellen durch die äußeren Veränderungen hervorgerufen werden, so erscheint es mir doch wesentlich, etwas näher darauf einzugehen, allerdings mit dem Bewusstsein, einen sehr unsicheren Boden zu betreten.

Literatur.

- Baker, B. T. A. On Spore-formation among the *Saccharomycetes*. Journ. Inst. Brewing. Vol. VIII, 1902.
- Benecke, W. Über Kulturbedingungen einiger Algen. Bot. Zeitg. 1898.
- Brefeld, O., Botan. Untersuchungen über Schimmelpilze. Heft III, Leipzig 1877.
— Bot. Unters. Heft VIII, 1889.
- Buchner, H. Über die Ursache der Sporenbildung bei Milzbrandbazillen. Centralbl. f. Bakt. VIII, 1890.
- Famintzin. Die anorganischen Salze als Hilfsmittel zum Studium der Entwicklung niederer chlorophyllhaltiger Organismen. Mel. biol. Akad. de St. Petersburg, VIII, 1871.
- Grüntz. Über den Einfluss des Lichtes auf die Entwicklung einiger Pilze. Inaug.-Diss. Leipzig 1898.
- Hansen, E. Ch. Recherches sur la physiologie et la morphologie des ferments alcooliques. XI Compt. Rendus Lab. de Carlsberg 1902.
- Klebs, G. Über die Vermehrung von *Hydrodictyon*. Flora 1890.
— Zur Physiologie der Fortpflanzung von *Vaucheria sessilis*. Verh. Naturf. Gesellsch. Basel X, 1892.
— Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.
— Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze I *Sporodinia grandis*. Jahrb. f. wiss. Bot. XXXII, 1898.
— Zur Phys. II *Saprolegnia mixta*. Ebenda XXXIII, 1899.
— Zur Phys. III Allgemeine Betrachtungen. Ebenda Bd. XXXV, 1900.
— Über *Sporidinia grandis*. Bot. Zeitg. 1902.
— Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.
- Livingston, B. E. On the nature of the stimulus, which causes the change of form in polymorphic green Algae. Botan. Gazette 1900.
— Further notes on the physiology of polymorphism in green Algae. Ebenda 1901.
- Matzschita, T. Zur Physiologie der Sporenbildung der Bazillen. Inaug.-Diss. Halle 1902.
- Migula, W. System der Bakterien. Jena 1887.
- Pfeffer, W. Pflanzenphysiologie 2. Aufl. Bd. I. Leipzig 1897.

- Potts, G. Zur Physiologie des *Dictyostelium mucoroides*. Flora 1902.
- Raciborski, M. Über den Einfluss äußerer Bedingungen auf die Wachstumsweise von *Basidiobolus*. Flora 1896.
- Ravn, K. Über einige *Helminthosporium*-Arten und die von denselben hervorgerufenen Krankheiten bei Gerste und Hafer. Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten XI, 1901.
- Schreiber, O. Über die physiologischen Bedingungen der Sporenbildung bei *Bacillus anthracis* u. s. w. Inaug.-Diss. Basel 1896.
- Ternetz, Charl. Protoplasmabewegung und Fruchtkörperbildung bei *Ascophanus carneus*. Jahrb. f. wiss. Bot. XXXV, 1900.
- Werner, C. Die Bedingungen der Conidienbildung bei einigen Pilzen. Inaug.-Diss. Basel 1898.
- Ward, M. The morph. and phys. of an Aquatic Myxomycete. Stud. Lab. Owens College 1886.¹

3. Über das Verhältnis von äusseren und inneren Bedingungen bei Algen und Pilzen.

Als Ausgangspunkt nehme ich die Tatsache, dass ein vegetativer Teil eines Thallophyten, der Faden einer *Vaucheria* oder *Spirogyra*, das Mycelium einer *Saprolegnia* oder eines Ascomyceten, das Plasmodium eines Myxomyceten, die Zelle von *Chlamydomonas* oder einer Bakterie in unaufhörlichem Wachstum erhalten werden kann, das je nach dem speziellen Charakter des Organismus zugleich mit Zellteilung verbunden ist. Dieses fortdauernde Wachstum findet dann statt, wenn alle äußeren Ernährungsbedingungen in optimalem Grade wirksam sind, die Zufuhr geeigneter organischer Nahrung bei den Saprophyten, von Nährsalzen und Licht bei den grünen Algen, für Alle die nötige Menge von Feuchtigkeit, Sauerstoff und die nötige Temperatur.

Alle diese Bedingungen müssen auch in einem geeigneten optimalen Verhältnis zueinander stehen. Eine einseitige Förderung irgend eines der Faktoren wirkt nicht durchaus günstig, wenn andere nicht in entsprechendem Maße zunehmen. Ferner kommt es auf die Beziehungen der äußeren Einflüsse zu anderen Lebensprozessen an, die gleichzeitig neben dem Wachstum in der Zelle verlaufen (vergl. Schimper 1898 S. 50). Dazu gehören die Prozesse des abbauenden Stoffwechsels (Pfeffer 1897 S. 436); Dissimilation Reinke 1901 S. 270), vor allem die Atmung, die durch steigende Temperatur bis zur Lebensgrenze gesteigert wird und sich dadurch vom Wachstum unterscheidet. Die höchste Intensität des Wachstums wird dann stattfinden, wenn der aufbauende Stoffwechsel zum abbauenden in einem bestimmten Verhältnis steht. Die Gesamtheit der äußeren Bedingungen, die dieses Verhältnis herbeiführt, stellt das Optimum für das Wachstum vor. Das fällt nicht notwendig mit der optimalen Wirkung jedes einzelnen Faktors zusammen.

Indessen wird das Optimum in Wirklichkeit nicht immer erreicht, und es ist auch nicht nötig, wenn es nicht auf die stärkste Zuwachsbewegung in der Zeiteinheit ankommt. Die äußeren Bedingungen können bald mehr, bald weniger schwanken, ohne dass das Wachstum aufgehalten wird. Der Organismus besitzt das Vermögen der Regulation (vergl. Pfeffer 1897 S. 25 und an anderer Stelle) mit Hilfe derer trotz der äußeren Schwankungen die inneren Vorgänge, die das Verhältnis von Stoffbildung und Stoffverbrauch bestimmen, sich doch so konstant erhalten, dass das Wachstum, wenn auch mit wechselnder Intensität, fortgeht.

So unbekannt die inneren Vorgänge in einer wachsenden Zelle sein mögen, so wird man doch versuchen, sie irgendwie vorläufig zu charakterisieren. Bei der heutigen Sachlage erscheint es berechtigt, sich den neueren Forschungen der physikalischen Chemie über das bewegliche oder dynamische Gleichgewicht anzuschließen, dessen Bedeutung für die Lebensvorgänge von E. du Bois Reymond, Ostwald, van't Hoff hervorgehoben worden ist. Eine klare anschauliche Darstellung der neueren Forschungen gibt Höber (1902) in seinem Grundriss der physikalischen Chemie der Zelle und der Gewebe, dem ich hier folge.

Die einfachste Form eines solchen beweglichen Gleichgewichts bietet sich in der Form umkehrbarer (reversibler) chemischer Prozesse dar, wie in der Umsetzung zweier Körper, die nie zu einem völligen Abschluss gelangen kann, weil neben der Umsetzung zugleich der entgegengesetzte Prozess der Regeneration der Umsatzprodukte vor sich geht. So bildet sich aus Alkohol und Essigsäure einerseits essigsäures Äthyl und Wasser, andererseits aus diesen beiden wieder Alkohol und Essigsäure. Je nach den Konzentrationsverhältnissen, je nach der Temperatur wird schneller oder langsamer ein scheinbarer Ruhezustand erreicht, bei dem die beiden Prozesse sich das Gleichgewicht halten, ohne aber ganz aufzuhören (vergl. van't Hoff 1902 S. 56). Dieser relative stabile Gleichgewichtszustand würde aber nie erreicht werden, wenn man dafür sorgte, dass in dem gleichen Maße wie Alkohol und Essigsäure in bestimmtem Verhältnis zufließen, die Reaktionsprodukte entfernt würden. Der wesentliche Charakter eines solchen dynamischen Gleichgewichts gegenüber dem echten oder stabilen chemischen Gleichgewicht besteht darin, Arbeit zu leisten. Nach van't Hoff leistet ein solches System um so mehr Arbeit, je weiter es entfernt ist von seinem Abschluss, dem Aufhören jeder weiteren Veränderung. Ein wachsender Faden von *Vaucheria* oder *Saprolegnia* stellt ein solches arbeitsfähiges dynamisches Gleichgewicht vor, indem bei Zufuhr der Nahrung von außen und bei Mitwirkung aller anderen Bedingungen die inneren chemischen Prozesse nie zum Abschluss kommen. Die wachsende Spitze eines solchen

Fadens ist diejenige Stelle, an der die chemischen Prozesse am meisten von dem stabilen Endzustand entfernt sind, an der auch die größte Arbeit geleistet wird. Hinter der Spitze nimmt die Differenz ab, die Zelle geht in relativ stabilere Zustände über, ohne, so lange sie lebt, den Endzustand zu erreichen. Jedes älteste, noch lebende Stück eines *Vaucheria*- oder *Saprolegnia*-Fadens lässt sich in den Zustand eines arbeitsfähigen beweglichen Gleichgewichts überführen, indem man es z. B. aus dem Zusammenhange mit den jüngeren Teilen trennt und ihm frische Nahrung zuführt. Solange alle Ernährungsbedingungen in günstigem Grade wirken, solange erhält sich das bewegliche Gleichgewicht in konstanter Form — die *Vaucheria* wächst weiter. Ich habe schon mehrfach betont, dass eine Änderung von selbst niemals eintritt, sondern nur infolge von Änderungen äußerer Bedingungen.

Die Auffassung des wachsenden Fadens als eines im beweglichen Gleichgewicht ständig erhaltenen Systems kann keine Erklärung geben, weil die zahlreichen gleichzeitig stattfindenden chemischen Prozesse nicht näher bekannt sind. Aber diese Auffassung gewährt doch nach manchen Richtungen gewisses Interesse, indem sie ermöglicht, die Prinzipien anzuwenden, die bei der Erforschung künstlicher beweglicher Gleichgewichte in Form reversibler Prozesse hervortreten. In erster Linie entscheidend ist das Massenwirkungsgesetz von Guldberg und Waage, welches bestimmt, dass die chemischen Umsetzungen zwischen zwei oder mehreren Körpern abhängig sind von den dabei beteiligten Massen, d. h. ihrer Konzentration (Höber l. c. S. 73, 208). Durch Änderung der Konzentrationsverhältnisse kann bei einem reversiblen Prozess bald der Umsatz, bald die entgegengesetzte Regeneration gesteigert oder vermindert werden. Von ganz fundamentaler Bedeutung wie van't Hoff (1902 S. 59) hervorhebt, ist der Nachweis, dass durch Fermente beschleunigte Prozesse reversibel sind und je nach der Konzentration bald in der einen, bald in der anderen Richtung verlaufen. Nach Hill (1898) bewirkt das gleiche Ferment einerseits die Umwandlung von Maltose in Glukose, andererseits bei hoher Konzentration der letzteren ihre Synthese zu Maltose. Also Vorgänge des abbauenden wie des aufbauenden Stoffwechsels werden bloß durch Änderungen der Konzentrationsverhältnisse herbeigeführt; andere Beispiele bei Höber l. c. S. 291; Oppenheimer Fermente 1903 S. 53. Sehr wichtig für das Verständnis von Lebensvorgängen sind die Beziehungen der Temperatur zu den chemischen Prozessen, insofern sie diese nicht bloß im allgemeinen Sinne beschleunigt oder einschränkt, sondern auch auf die Richtung der Reaktion Einfluss besitzt. Seit den Arbeiten von Müller-Thurgau (1882 S. 855) ist bekannt, dass die Regeneration von Stärke aus Zucker bei niedrigerer Temperatur stärker gehemmt wird als die Umwandlung von

Stärke in Zucker, infolgedessen eine Anhäufung von Zucker stattfindet, die ihrerseits die Lebensvorgänge beeinflusst. Ebenso wesentlich muss der Wassergehalt von Protoplasma, Zellsaft u. s. w. für den Verlauf von Stoffwechselprozessen sein, da von ihm die Konzentrationsverhältnisse mitbedingt sind. Dazu kommt der in alles eingreifende Einfluss des Sauerstoffs, der durch die Oxydation organischer Substanzen beständig die Menge der in der Zelle gelösten Stoffe verändert. Man muss erwarten, dass eine nähere Erforschung dieser Verhältnisse auch für das Verständnis der Gestaltungsvorgänge von wesentlicher Bedeutung sein wird. Für die weiteren Betrachtungen wollen wir das eine entnehmen, dass quantitative Änderungen der Konzentration, des Wassergehaltes, der Temperatur u. s. w. den größten Einfluss auf die Stoffwechselprozesse der Zellen haben müssen.

Nach den im vorigen Abschnitt dargelegten Tatsachen sind es wesentlich quantitative Änderungen der äußeren Bedingungen, durch die an Stelle des vegetativen Wachstums Fortpflanzungsprozesse treten. In dem Komplex von Wachstumsbedingungen werden dafür bald die eine, bald die andere, bald mehrere zugleich verändert. Um das Verhältnis von vegetativem Wachstum und Fortpflanzung noch genauer kennen zu lernen, will ich drei Hauptfälle unterscheiden. In der einen Gruppe von Fällen entsteht Fortpflanzung gerade dort, wo vorher lebhaftes Wachstum herrschte; in einer zweiten Gruppe tritt die Fortpflanzung an älteren Teilen des Organismus ein, während das Wachstum noch fortgehen kann; in der dritten Gruppe kommt ein vorhergehendes oder gleichzeitiges Wachstum überhaupt nicht in Betracht.

A. Fortpflanzung an Stelle von Wachstum. Hierhin gehören zahlreiche Fälle von Zoosporenbildung bei Algen und einigen Pilzen. Das Sporangium von *Vaucheria* und *Saprolegnia* tritt direkt an der wachsenden Spitze auf; die Zellen von *Hydrodictyon*, *Oedogonium* bilden, anstatt zu wachsen und sich zu teilen, Zoosporen. In allen diesen Fällen erscheint die Hemmung des Wachstums als eine notwendige Bedingung, ja als die eigentliche Veranlassung des Fortpflanzungsprozesses, und ich habe früher (1892 S. 57) mich in dieser Weise ausgedrückt, während ich später (1900 S. 83) die Hemmung des Wachstums als eine indirekte Folge der durch den äußeren Faktor erregten inneren Veränderung auffasste, die dann die Entwicklungsänderung herbeiführt. Dafür spricht die Tatsache, dass nicht jede beliebige Wachstumshemmung den betreffenden Vorgang auslöst und dass an und für sich die formativen Bedingungen gar nicht im stande sind, das Wachstum wirklich zu hemmen. Denn es herrscht die allgemeine Regel, dass die Wirkungsgrenzen der äußeren Bedingungen für das Wachstum weiter gezogen sind als für die Fortpflanzung. Auch wenn ein Fortpflanzungs-

prozess, der eigentlich stattfinden sollte, aus irgend einem Grunde nicht erfolgt, kann das Wachstum sofort wieder einsetzen. Daraus kann man folgern: die Wachstumshemmung braucht nicht die direkte Folge der äußeren Veränderung und nicht die direkte Veranlassung der Fortpflanzung zu sein; sie ist durch die in der Zelle herbeigeführte innere Veränderung bedingt, die zugleich die Fortpflanzung hervorruft. Die Wachstumshemmung bedingt dann aber, dass der gesamte Vorrat von Nahrungssubstanz für die Zoosporenbildung verwendet werden kann.

B. Fortpflanzung neben Wachstum.

Hierhin gehören die Bildungsprozesse von geschlechtlichen Fortpflanzungsorganen, Oogonien und Antheridien bei *Vaucheria*, *Saprolegnia*, von Conidienträgern und Ascusfrüchten bei Ascomyceten etc. Solange der ganze vegetative Thallus optimalen Ernährungsbedingungen ausgesetzt bleibt, tritt im allgemeinen die Fortpflanzung nicht ein; sie erfolgt erst, wenn der Thallus oder wenigstens gewisse Teile von ihm veränderte Bedingungen erfahren.

Die Organe können an den älteren Teilen entstehen, während die jüngeren weiter wachsen. Jede Kultur eines *Penicillium* oder *Mucor* auf einer nährstoffreichen Agarschicht zeigt, wie vom Zentrum der Infektion aus die Conidienbildung in der Luft fortschreitet, während die Spitzen des Myceliums in dem Agar fortwachsen. Es gibt andererseits Fälle, in denen die Fortpflanzung erst eintritt, wenn das gesamte Wachstum des Myceliums infolge Nahrungsverminderung des Mediums eingeschränkt ist. Für *Ascophanus* gibt Ternetz (1900 S. 30) an, dass die Ascusfrüchte erst dann entstehen, wenn das Mycelium die ganze Kulturoberfläche bis zum Rande überzogen hat. Je kleiner die Fläche ist, desto früher erfolgt die Fruchtbildung. Ähnliches gibt Falck (1902) für *Sporodinia* an, und ein entsprechendes Verhalten zeigt *Sclerotinia sclerotiorum*. Wie Ranojewicz in einer bisher nicht veröffentlichten Arbeit nachgewiesen hat, kann man aber sowohl für *Sclerotinia* wie *Sporodinia* die Ernährungsbedingungen so ändern, dass die Fortpflanzung schon eintritt, während das Mycelium noch weiter wächst. Ebenso vermag man jedes Stück des Myceliums, auch die jüngsten Teile bei diesen wie bei anderen Pilzen, durch plötzliche Nahrungsverminderung zur Fortpflanzung zu bringen. Eine Einschränkung des vegetativen Wachstums findet bei allen solchen Vorgängen statt, je nach den Einzelfällen in sehr verschiedenem Grade, vielfach nur an gewissen Teilen, während andere Teile fortwachsen.

Bei allen höher differenzierten Fortpflanzungsorganen ist der Bildungsvorgang selbst mit einem gewissen Wachstum verbunden, ich habe es zum Unterschiede von dem vegetativen als generatives bezeichnet (1900 S. 85). Das letztere unterscheidet sich von dem ersteren durch ein anderes Verhältnis zu den äußeren Bedingungen.

C. Fortpflanzung ohne vorhergehendes Wachstum.

Die hierher gehörigen Beispiele finden sich streng genommen nur bei sehr einfachen Fortpflanzungsprozessen, bei denen kein oder ein sehr geringes generatives Wachstum erfolgt. Solche Vorgänge haben aber ein besonderes Interesse, weil sie eine völlige Unabhängigkeit von einem vorhergehenden Wachstum beweisen. Schon früher (1900 S. 89) habe ich die von verschiedenen Beobachtern festgestellten Tatsachen ausgeführt, nach denen Sporen von Mucorineen (van Tieghem, Klebs) von *Empusa* (Brefeld), *Basidiobolus* (Eidam), *Ascoidea* (Brefeld) ohne vorhergehende Mycelbildung sofort wieder Sporen bilden können; bei *Basidiobolus* können selbst die Zygoten gleich aus den Sporen entstehen (Eidam). Ebenso vermögen Zoosporen von *Vaucheria*, *Oedogonium* sogleich nach der Keimung Zoosporen zu bilden. Kompliziertere Vorgänge können wegen der ungenügenden Nahrung nicht an einer einzelnen kleinen Zelle erfolgen. Sowie aber der junge Thallus genügend erstarkt ist, können auch die komplizierteren Organe auftreten, z. B. an jungen Keimlingen von *Vaucheria* die Geschlechtsorgane. Es kommt eben wesentlich auf eine gewisse Dauer der Ernährung, nicht aber des vorhergehenden Wachstums an (1900 S. 90).

Die besprochenen Tatsachen führen dazu, nach einem allgemeinen Ausdruck zu suchen, um die Abhängigkeit der verschiedenen Entwicklungsvorgänge von der Außenwelt zu bezeichnen. Die früher vorangestellte und äußerst wichtige Beziehung der Fortpflanzung zum Wachstum umfasst doch nicht alle Fälle. Alle Entwicklungsvorgänge wie Wachstum, Zoosporen-, Conidien-, Oosporenbildung hängen von einem gewissen für jeden charakteristischen Komplex von inneren Bedingungen ab, die ihrerseits mit einem Komplex äußerer in notwendigem Zusammenhange stehen. Da tatsächlich alle diese Vorgänge bei der gleichen Spezies von ebendenselben äußeren Bedingungen abhängig sind, so kann die verschiedene Wirkung der Außenwelt nur darauf beruhen, dass das quantitative Verhältnis der den Komplex zusammensetzenden äußeren Faktoren für die einzelnen Entwicklungsvorgänge verschieden ist. Es erscheint mir sehr wahrscheinlich, wenn auch bisher nicht beweisbar, dass die äußeren quantitativen Veränderungen, die die Bildung eines Organes veranlassen, zunächst auch quantitative innere Veränderungen bewirken, durch welche die Stoffwechselprozesse in die für den Vorgang wesentliche Richtung gelenkt werden.

Für die weitere Beobachtung kann man von dem gewöhnlichen Fall ausgehen, wo auf das Wachstum eine Fortpflanzung folgt. In dem äußeren Bedingungskomplex für das Wachstum müssen je nach den Organen, je nach der Spezies bald dieser, bald jener Faktor, bald mehrere zugleich quantitativ gesteigert oder vermindert werden.

Ich nehme als Beispiel die Bildung der Sexualorgane bei Algen oder *Saprolegnia*, die der Früchte bei Myxomyceten, Asco- oder Basidiomyceten — alles Vorgänge, die bei aller Verschiedenheit doch einen gemeinsamen Charakter zeigen. Ich gehe von der Ansicht aus, dass in allen solchen Fällen eine gewisse Konzentration organischer Nährstoffe eine der wesentlichen inneren Bedingungen ist.

Wenn Temperatur, Sauerstoffgehalt, Feuchtigkeit konstant bleiben, so entstehen die Sexualorgane bei den Algen bei einer Verminderung des Nährsalzgehaltes und einer Steigerung der Bildung organischer Substanzen durch helles Licht (s. S. 465). Die Verminderung der Nährsalze wirkt einschränkend auf das Wachstum ein; dadurch wird der Verbrauch der organischen Stoffe verringert und der für den Sexualprozess nötige Überschuss wird noch durch die Wirkung des Lichtes gesteigert. Früher (1892 S. 63) habe ich dem Licht eine spezifische Rolle zugeschrieben, indem es die Bildung besonderer für den Sexualprozess nötiger Substanzen veranlassen sollte. Der Grund lag darin, dass ich den Einfluss des Lichtes nicht durch Zuckerköschung ersetzen konnte. Aber ich halte den Grund nicht mehr für stichhaltig, da es sich auch um Vermehrung der Eiweißstoffe handeln kann, deren Bildung durch das Licht sehr begünstigt wird (vergl. Godlewski 1903). Bei *Vaucheria* kommt der Verminderung der Nährsalze nur die zugeschriebene indirekte Rolle zu, da die Sexualorgane, wenn auch später, in stärkeren Nährsalzlösungen von 0,6—1% gebildet werden. Bei anderen Algen wie *Spirogyra*, *Oedogonium*, wirken selbst schwache Nährsalzlösungen sehr stark hemmend ein.

Bei den einfacheren Pilzen tritt an Stelle der beiden Faktoren ein einziger hervor, die Verminderung der organischen Nahrung; bei anderen gesellt sich dazu der Einfluss der Luft, Verminderung der Feuchtigkeit u. s. w. (s. S. 463). Die Pilze nehmen während des Wachstums des Myceliums intensiv die Nahrung von außen auf. Die für die Fruchtbildung nötige Ansammlung der organischen Stoffe kann je nach den Einzelfällen in verschiedener Weise erreicht werden:

1. indem man künstlich die Nahrung des Außenmediums stark vermindert, so dass das Wachstum sehr eingeschränkt wird,

2. indem das Mycelium durch seine Lebenstätigkeit den Nährstoffgehalt des Mediums so vermindert, dass das Wachstum und damit der Verbrauch eingeschränkt wird,

3. indem von dem intensiv fortwachsenden Mycelium ein genügender Überschuss von organischer Nahrung nach den älteren Teilen hingeschafft wird, die sich überdies in nahrungsarmer Umgebung befinden. Nun kommt bei den höheren Pilzen die Einwirkung der Luft hinzu. Die Lufthyphen nehmen überhaupt keine Nahrung von außen auf, sondern erhalten sie nur von den im Sub-

strat befindlichen Teilen; die Transpiration wirkt direkt auf eine Konzentrierung der Säfte, während vielleicht die Steigerung des Sauerstoffgehaltes den ganzen Stoffwechsel intensiver macht.

Bei manchen Pilzen ist auch die Qualität der Nahrung für gewisse Fortpflanzungsprozesse von Einfluss, ohne dass diese Tatsache den Erwägungen widerspräche. Nach Raciborski (1896) bildet das Mycelium von *Basidiobolus* Zygoten in Milhzucker, Inulin, dagegen nicht in Glukose oder Maltose (1—5%). *Sporodinia* dagegen erzeugt Zygoten auf Agar mit Glukose oder Rohrzucker, nicht mit Milhzucker oder Inulin. Bei den günstig wirkenden Substanzen kommt es für *Sporodinia* wesentlich auf die Konzentration an, nicht auf die absolute Menge. Es gibt ein Minimum der Konzentration das für Glukose zwischen 0,5 und 1% für Rohrzucker zwischen 3—4%, für Glycerin bei 4—5, für Dextrin bei 8—10% liegt.

Nach meiner Auffassung (1898 S. 34) muss für die Zygotenbildung von *Sporodinia* ein stärkerer Strom von Zuckerteilchen aus der Umgebung in die Zellen eintreten so dass ein gewisser Überschuss von Zucker vorhanden ist, während bei einem schwächeren Strome nur Sporangienbildung erfolgt. Je weniger günstig der chemische Bau der Kohlehydrate für den ganzen Stoffwechsel des Pilzes ist, um so höher muss die nötige Konzentration der Lösung im Außenmedium sein. Bei den weit schwerer verarbeitbaren und diffundierenden Substanzen, wie Milhzucker und Inulin verhält sich *Sporodinia* wie in einer zu verdünnten Zuckerpflösung. Würde man durch irgend welche Mittel entweder die Verarbeitung oder die Diffusion oder Beides zugleich fördern können, so würden vielleicht auch die genannten Substanzen Zygotenbildung erregen. *Basidiobolus* verhält sich vermöge seiner spezifischen Eigenschaften den gleichen Substanzen gegenüber ganz entgegengesetzt.

In der chemischen Beschaffenheit des Außenmediums hat auch die Art der Reaktion eine gewisse Bedeutung. Die Pilze wachsen im allgemeinen besser auf sauren als auf alkalischen Substraten; sie vermögen dann selbst die Reaktion des Mediums zu verändern, indem sie mit Kohlehydraten Säuren, mit stickstoffhaltigen Substanzen (Pepton) alkalisch reagierende Stoffe (Ammoniak, Amine etc.) erzeugen (Pfeffer 1897 S. 490). Unter Umständen kann z. B. bei *Sporodinia* (1900 S. 31) ein Zusatz von Säure resp. sauren Salzen die Zygotenbildung fördern. Andererseits wirkt eine Steigerung der Alkaleszenz vielfach hemmend auf das Leben des Pilzes ein. *Saprolegnia* vermag auf Gelatine oder Pepton etc. solange diese nicht ganz verdünnt angewendet werden, überhaupt keine Fortpflanzungsorgane zu bilden, und auch die Unfähigkeit der *Sporodinia* auf Pepton oder Gelatine Zygoten zu bilden, hängt wohl nicht allein vom Mangel an Kohlehydraten ab, sondern auch von der stark alkalischen Reaktion, der gegenüber die Sporangienbildung weniger empfindlich

ist. Bestimmte Fälle, in denen eine Veränderung der Reaktion als Erreger von Fortpflanzungsprozessen wirkt, sind bisher nicht beobachtet worden. Unzweifelhaft aber wird eine Steigerung oder Verminderung, sei es der sauren, sei es der alkalischen Reaktion im Zellsaft oder Protoplasma auch für die Stoffwechselprozesse, die die Fortpflanzung bedingen, sehr wichtig sein, wenn auch Näheres bisher nicht bekannt ist.

Die bis jetzt bekannten Tatsachen weisen darauf hin, dass die Qualität der Nahrung nur dann in Betracht kommt, wenn sie nicht für alle Lebensvorgänge des Organismus ausreicht, sondern nur für einzelne. In solchen Fällen kann sie z. B. sehr wichtig für die Entscheidung sein, ob ungeschlechtliche oder geschlechtliche Fortpflanzung eintritt. Aber auch die Konzentration des Außenmediums ist nur bis zu einem gewissen Grade wesentlich; sie kann in weiten Grenzen schwanken, da Zygoten sowohl bei 1% wie bei 50% Traubenzucker gebildet werden. Innerhalb dieser Grenzen hat die Höhe des Außendruckes keine direkte Bedeutung wie Falck (1902) annimmt (vergl. dazu meine Kritik 1902). Es kommt nur darauf an, dass die Konzentration der Nährstoffe im Innern der Zellen die des Mediums um ein gewisses Maß übertrifft, und diese Relation braucht bei 50% nicht sehr viel größer zu sein als bei 1%.

Das Zustandekommen eines Überschusses an organischer Substanz hängt auch bei *Sporodinia* von der Einwirkung der Luft ab, die für die Zygotenbildung sehr feucht sein muss. Sowie die Luft relativ trocken wird (z. B. 60—70% relativer Feuchtigkeit) und die Transpiration dadurch gesteigert wird, erfolgt bei gleichem Substrat die ungeschlechtliche Sporangienbildung. Die beiden Fortpflanzungsprozesse müssen von einem verschiedenen Konzentrationsverhältnis der Stoffe im Innern abhängen, man könnte annehmen, dass für die Sporangien eine geringere Konzentration maßgebend wäre, als für die Zygoten. Aber dann zeigt sich eine gewisse Schwierigkeit, weil für die Sporangien eine stärkere Transpiration gerade günstiger ist als für die Zygoten. Vielleicht bewirkt der in trockener Luft gesteigerte Gaswechsel andererseits einen stärkeren Verbrauch an Stoffen, so dass dadurch der Konzentrierung infolge von Wasserverlust entgegengearbeitet wird.

Sobald man hier bei *Sporodinia* wie in irgend einem anderen einzelnen Fall zu einem wirklichen Verständnis der Einwirkungen der Außenwelt auf die inneren Vorgänge der Zellen vordringen will, stößt man sofort auf die dunkelsten und bisher nicht zu lösenden Probleme; man kommt über Vermutungen vorläufig nicht hinaus. Aber deshalb bleibt doch die Ansicht berechtigt, dass die ersten Einwirkungen der Außenwelt in quantitativen Veränderungen der inneren Zellvorgänge bestehen; sie gewährt eine bestimmte Fragestellung, von der aus die weitere Untersuchung vorzugehen hat.

Bei den einfachen Fortpflanzungsprozessen z. B. der Zoosporenbildung ist es ebensowenig möglich gewesen tiefer einzudringen, obwohl hier die Ansicht von der Bedeutung der quantitativen inneren Veränderungen viel unmittelbarer einleuchtet. Ob eine allen Fällen gemeinsame innere Veränderung existiert, lässt sich heute weder im positiven noch negativen Sinne behaupten. Jedenfalls herrscht eine große Mannigfaltigkeit in den formativ wirkenden äußeren Bedingungen, nicht bloß bei den verschiedenen Spezies sondern sogar bei der gleichen Spezies. Gerade in dem letzteren Falle tritt scharf die Frage hervor, ob die verschiedenen äußeren Faktoren die gleichen inneren Veränderungen oder zunächst verschiedene, dann erst zum gleichen Ziel hinführende veranlassen. Ich nehme als Paradigma die Zoosporenbildung von *Vaucheria repens*, weil sich bei ihr die auffallendste Mannigfaltigkeit darbietet. Folgende Veränderungen eregen den Prozess:

1. Verminderung des Salzgehaltes des Mediums beim Übergang aus konzentrierteren in verdünntere Lösungen oder in Wasser.
2. Steigerung der Feuchtigkeit beim Übergang aus Luft in Wasser,
3. Verminderung des Sauerstoffgehaltes beim Übergang aus fließendem in stehendes Wasser,
4. Verminderung der Lichtintensität am besten bis zur Dunkelheit,
5. Verminderung der Temperatur bis nahe zum Minimum.
6. Steigerung des Salzgehaltes bis nahe dem Maximum.

Diese formativ wirkenden Veränderungen müssen aber noch von einem anderen Gesichtspunkte aus betrachtet werden, da die Wirkungsweise jedenfalls verschieden ist. Man kann drei Gruppen unterscheiden:

a) Die äußere Bedingung wirkt als plötzliche Veränderung sofort.

So wirkt der Wechsel des Mediums in den drei ersten Methoden. Die Reaktion erfolgt innerhalb der ersten 24 Stunden bis sie je nach den Licht- und Temperaturverhältnissen früher oder später aufhört, indem sich der für das Wachstum charakteristische Gleichgewichtszustand wieder einstellt.

b) Die äußere Bedingung wirkt sofort, aber dann auch fort-dauernd, solange der Organismus genügende Nahrung enthält.

Hierhin gehört die Methode 3, Verminderung der Lichtintensität, (ebenso die Verminderung der Nahrung bei *Saprolegnia* s. S. 461). Die Wirkung beginnt von einem gewissen Minimum ab und ist am intensivsten bei völliger Entziehung des Lichtes (oder der Nahrung bei *Saprolegnia*). Besonders wichtig ist die fort-dauernde Wirkung. Nachdem die Fäden an ihren Enden Sporangien gebildet haben, beginnen sie wieder etwas zu wachsen, um dann von neuem zur Sporangienbildung überzugehen, und das dauert solange bis die

Fäden zu schlecht ernährt sind. Würde man im stande sein, den älteren Teilen stets neue Nahrung zuzuführen, so müsste der Prozess der Zoosporenbildung unbegrenzt weiter gehen. Bei *Saprolegnia* kann man das für lange Zeit erreichen; für *Vaucheria* ist der Versuch praktisch schwer durchzuführen.

c) Die Bedingung wirkt nicht sofort sondern erst nach einiger Dauer.

Hierhin gehören die Methoden 5 und 6. Der Übergang aus einer höheren in niedere Temperatur wirkt nicht bei *Vaucheria*. Erst ein mehrwöchentlicher Aufenthalt bei Temperaturen nahe dem Nullpunkt veranlasst den Prozess, der dann Wochen hindurch andauern kann. In einer Nährlösung von 0,6‰ (0,7—0,8 ist die Grenze für den Prozess) tritt nach einigen Tagen scheinbar ohne Anlass die Zoosporenbildung ein. Viel auffallender ist dies bei *Vaucheria clavata*, die in den ersten Tagen in 0,2—1‰ Nährlösung wächst, und dann beginnt, Zoosporen zu erzeugen; sie kann mehrere Wochen hindurch den Prozess fortsetzen.

In diesen Fällen tritt der Vorgang anscheinend von selbst d. h. ohne äußeren Grund ein. In Wirklichkeit aber handelt es sich um eine sehr allmählich hervortretende Wirkung ganz bestimmter äußerer Bedingungen, sei es niedere Temperatur, sei es höherer Salzgehalt.

Zunächst habe ich versucht bei allen diesen verschiedenen Methoden der Zoosporenbildung eine allen gemeinsame, erste innere Veränderung zu erkennen. Es ist eine Tatsache, dass eine einfache Druckverminderung des Außenmediums bei sonst konstanten Bedingungen den Vorgang veranlasst. Damit müsste ein Einströmen von Wasser in die Zellen, eine Abnahme des osmotischen Druckes, eine Verminderung der Konzentration verbunden sein. Obwohl *Vaucheria* eine lange, schlauchförmige Zelle ist, so könnte die wachsende Spitze am stärksten diese Veränderung erfahren, und die Differenz zwischen ihr und den älteren Teilen braucht bei der relativ sehr langsamen Diffusion durchaus nicht sehr schnell ausgeglichen zu werden.

Auch bei der zweiten Methode (Übergang aus Luft in Wasser) könnte die gleiche Druckverminderung erfolgen. Ohne Änderung der Beschaffenheit des Mediums kann die gleiche Wirkung durch Schwächung oder Entziehung des Lichtes erreicht werden, da durch das anfangs fortgehende Wachstum an der Spitze und die fort-dauernde Atmung bei Aufhören der Photosynthese eine Senkung des osmotischen Druckes veranlasst wird. Während bei Methode 1 durch das Einströmen von Wasser eine Erhöhung der Turgeszenz d. h. des Spannungsverhältnisses zwischen Zellsaftdruck und Zellwandspannung bewirkt wird, muss bei der Methode 4 mit der Abnahme der Konzentration und damit des Druckes auch eine Ab-

nahme der Turgeszenz verbunden sein¹⁾. Sie kann demnach nicht für alle Fälle in Betracht kommen. Schließlich kann auch die Wirkung der fünften Methode (niedere Temperatur) auf eine Verminderung des Zellsaftdruckes zurückgeführt werden, da der osmotische Druck mit Sinken der Temperatur abnimmt.

Aber so einleuchtend die Auffassung auf den ersten Blick erscheint, so genügt sie jedenfalls noch nicht. Denn sie erklärt nicht die Tatsache, dass bei Methode 1—3 die Zoosporenbildung stattfindet bei unverändertem oder erhöhtem Außendruck des Mediums — eine Tatsache, die bei anderen Algen sehr viel auffallender ist (s. S. 458). Jedoch auch für *Vaucheria repens* liefert Methode 6 den Beweis, dass gerade durch eine beträchtliche Steigerung des Außendruckes Zoosporenbildung herbeigeführt werden kann. Also kann der Prozess eintreten sowohl bei vermehrtem wie vermindertem Wassergehalt. Die ersten inneren Veränderungen können in den einzelnen Fällen verschieden sein, aber schließlich haben sie doch das gleiche Resultat.

Nimmt man an, dass für das Eintreten des Vorganges ein bestimmtes Konzentrationsverhältnis der im Zellsaft und Protoplasma gelösten Substanzen, vielleicht ein Verhältnis von anorganischen Salzen und organischen Stoffen wesentlich wäre, so könnte dieses Verhältnis erreicht werden a) durch Eintritt des Wassers von außen in den Zellsaft, b) durch Austritt von Salzen, c) durch eine Verdünnung des Zellsaftes infolge des Einflusses der Dunkelheit, d) durch eine relative Steigerung der organischen Stoffe, entweder durch eine Verminderung des Sauerstoffs und damit des Verbrauches (beim Übergang aus fließendem in stehendes Wasser) oder durch lebhaftere Photosynthese bei geschwächtem Wachstum in stärkeren Nährlösungen. Weiter und sicherer in der Analyse der Erscheinungen vorzudringen, bin ich nicht im stande. Ein solcher Versuch führt sofort an die Grenzen unserer Kenntnis und gibt ein Bild der außerordentlichen Schwierigkeiten, die dem wirklichen Verständnis sich entgegenstellen. Hier muss alles der zukünftigen Erforschung überlassen bleiben.

Zum Schluss fasse ich das Wesentliche meiner Anschauungen kurz zusammen. Die verschiedenen Entwicklungsvorgänge bei der gleichen Spezies werden durch quantitative Änderungen einzelner oder mehrerer Faktoren in dem für alle Vorgänge gleichen Bedingungskomplex der Außenwelt hervorgerufen. Die äußeren Änderungen bewirken innere zunächst quantitative Änderungen, sei es

1) Ernst (Siphoneenstudien. Beiheft. Botanisches Centralblatt 1904) nimmt bei der Sporangienbildung von *Vaucheria piloboloides* gerade die Zunahme der Turgeszenz nach Verdünnung des Meerwassers als formative Bedingung an. Das könnte in diesem Falle zutreffen; für viele andere Fälle trifft es sicher nicht zu.

mehr auslösender oder energetischer Art, durch die der für jeden Vorgang charakteristische Komplex innerer Bedingungen herbeigeführt wird. Unter diesen kommt nach meiner Annahme den Konzentrationsverhältnissen der im Zellsaft und Protoplasma gelösten Substanzen eine große Bedeutung zu. Ich hebe sie hervor, nicht um damit zu sagen, sie seien die allein wesentlichen, sondern um an ihnen anschaulich zu machen, wie ein solches Verhältnis durch Steigerung oder Einschränkung der Nahrungsaufnahme, des Lichtes, des Wassers, des Sauerstoffs, der Temperatur geändert werden kann, wie andererseits durch Änderungen dieses Verhältnisses Intensität und Richtung der chemischen Prozesse verändert werden, die dann Änderungen der Imbibition, des osmotischen Druckes, der Oberflächenspannung u. s. f. bewirken. Wir können das so mannigfaltige Ineinandergreifen aller dieser Prozesse nicht überschauen. Aber wir verstehen wenigstens bis zu einem gewissen Grade, wie der gleiche Entwicklungsvorgang bei der gleichen Spezies durch verschiedene äußere und innere Veränderungen veranlasst werden kann. Wir erkennen, warum der Begriff des spezifischen formativen Reizes (vergl. III 1. S. 455) für die Mehrzahl solcher Vorgänge nicht verwendbar ist. Denn es gibt keine spezifischen äußeren formativen Bedingungen, sondern nur quantitative Änderungen der allgemeinen Lebensbedingungen; es braucht nicht einmal spezifische formative innere Reize zu geben, da das für irgend einen Vorgang wesentliche Verhältnis der inneren Bedingungen auf verschiedenen Wegen erreicht werden kann.

Die Untersuchung der in zahllosen Einzelfällen formativ wirkenden äußeren Veränderungen kann schon heute mit Erfolg unternommen werden. Die Erforschung der durch sie veranlassten inneren Veränderungen ist gebunden an die Fortschritte der gesamten Zellphysiologie und vermag wie diese nur äußerst langsam vorzudringen.

Literatur.

- Falck, R. Die Bedingungen und die Bedeutung der Zygotenbildung bei *Sporodinia grandis*. Beiträge z. Biolog. VIII 1902.
- Godlewski, E. Zur Kenntnis der Eiweißbildung in den Pflanzen. Bull. acad. Cracovie 1903.
- Höber, R. Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. Leipzig 1902.
- Klebs, G. Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.
- Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze I. *Sporodinia grandis*. Jahrb. f. wiss. Bot. XXXII 1898; II *Saprolegnia mixta*. Ebenda XXXIII 1899; III Allgemeine Beobachtungen. Ebenda XXXV 1900.
- Über *Sporodinia grandis*. Bot. Zeitg. 1902.
- Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.
- Ostwald, W. Vorlesungen über Naturphilosophie. Leipzig 1902.
- Oppenheimer, C. Die Fermente und ihre Wirkungen, 2. Aufl. Leipzig 1903.
- Pfeffer, W. Pflanzenphysiologie I, 2. Aufl. Leipzig 1897.

- Raciborski, M. Über den Einfluss äußerer Bedingungen auf die Wachstumsweise von *Basidiobolus*. Flora 1896.
- Reinke, J. Einleitung in die theoretische Biologie. Berlin 1901.
- Schimper, F. W. Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1898.
- Ternetz, Charl. Protoplasmabewegung und Fruchtkörperbildung bei *Ascophanus carneus*. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXV, 1900.
- Van't Hoff. Acht Vorträge über physikalische Chemie. Braunschweig 1902.
(Fortsetzung folgt.)

Die xerophilen Enchytraeiden der Schweiz.

K. Bretscher (Zürich).

Für die Enchytraeiden, welche in dem nur vom Sickerwasser durchfeuchteten Boden sich aufhalten, möchte ich die den Botanikern entlehnte Bezeichnung „xerophil“ vorschlagen. Dass es auch amphibische und hydrophile Arten gibt, habe ich bereits in meinem Aufsatz „Zur Biologie und Faunistik der wasserbewohnenden Oligochäten der Schweiz“ (diese Zeitschrift 1903), ausgeführt, denn sie befinden sich an nassen, feuchten und trockenen Orten wohl und von jenen wird zum Teil auch jetzt wieder die Rede sein müssen. Unter „trocken“ ist hier nicht eine absolute Trockenheit des Bodens zu verstehen, sondern bloß der Gegensatz zu wirklich nassen, von Wasser immer durchtränkten Stellen. In wirklich trockener Erde finden wir die Enchytraeiden nie; nur da sind sie vorhanden, wo ihnen ein noch ziemlich beträchtliches Maß von Feuchtigkeit geboten ist. In dieser Beziehung verhalten sie sich ganz wie die Lumbriciden.

Die Arten, welche für unsere Betrachtung in Frage kommen, sind: *Henlea Dicksoni* Rosa, *dorsalis* Br., *nasuta* Eis., *rhaetica* Br., *Rosai* Br., *pratorum* Br., *Stolli* Br., *Bryodrilus Ehlersi* Ude, *sulphureus* Br., *Buchholzia appendiculata* Buchh., *sarda* Cogn., *Mesenchytraeus montanus* Br., *Enchytraeus alpestris* Br., *argenteus* Br., *Buchholzi* Vejd., *nigrina* Br., *parvulus* Br., *silvestris* Br., *turicensis* Br., *Fridericia alpina* Br., *alpinula* Br., *auriculata* Br., *Beddardi* Br., *Bedoti* Br., *biglobulata* Br., *bisetosa* Lev., *bulbosa* Br., *connata* Br., *diachaeta* Br., *emarginata* Br., *exserta* Br., *fruttensis* Br., *galba* Hoffm., *hegemon* Vejd., *helvetica* Br., *humicola* Br., *insubrica* Br., *irregularis* Br., *Leydigi* Vejd., *minuta* Br., *Michaelseni* Br., *parva* Br., *quadriglobulata* Br., *striata* Lev., *terrestris* Br., *Udei* Br., *variata* Br., *Achaeta bohemica* Vejd., *Eiseni* Vejd., *Vejdorski* Br.¹⁾

Es sind also 50 Arten, die sich auf 7 Genera verteilen. Eine Reihe von Gattungen unserer Enchytraeiden sind nicht vertreten,

1) Für die Synonymik verweise ich auf eine im Druck befindliche und vom naturhistorischen Museum in Genf herauszugebende Synopsis der Oligochäten der Schweiz.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: [24](#)

Autor(en)/Author(s): Klebs Georg Albrecht

Artikel/Article: [Über Probleme der Entwicklung. 481-501](#)